Färbungs-Mutationen der Feldmaus

[*Microtus arvalis* (Pall.)]

(Aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Grünlandfragen, Oldenburg i. O., und der Säugetierabteilung des Zoologischen Museums der Humboldt-Universität, Berlin)

Von Fritz Frank und Klaus Zimmermann

(Hierzu Abb. 1 bis 9 auf Tafel VII)

In den Anfangszeiten der experimentellen Genetik bestand — namentlich bei Tierzüchtern — die Neigung, die bunte Fülle der erblichen Variabilität aller unserer Haus- und Labor-Säuger als „domestikationsbedingt" der Uniformität der Wildsäuger gegenüberzustellen. Aber als sich die Populationsgenetik auch Wildsäugern zuwandte, fanden sich hier die gleichen Mutationen wie bei Haus- und Labor-Tieren relativ so häufig, daß die Annahme einer durch Domestikation erfolgten Steigerung der Mutations-Raten bisher kaum als bewiesen anzusehen ist, jedenfalls keine Allgemeingültigkeit hat. Seit Sumners Arbeiten (1932) ist das über die nordamerikanischen *Peromyscus*-Arten zusammengetragene Material an Mutationen aus Wildpopulationen noch jetzt ständig im Wachsen, für europäische Kleinsäuger hat Zimmermann (1941) entsprechende Befunde zusammengestellt. Auch über Färbungs-Mutationen bei nordamerikanischen Microtinen liegen zahlreiche, verstreute Angaben vor. Eine zusammenfassende Darstellung wäre wünschenswert.

Wenn für die Feldmaus im Schrifttum bisher nur 2 Färbungs-Mutationen bekannt wurden (Albino und rezessive Scheckung), so zeigt sich auch hierin, wie fern vom lebenden Tier einst die Feldmaus-Forschung betrieben wurde. Nachdem in den letzten 7 Jahren in Deutschland intensiv auch populationsanalytisch mit Feldmäusen gearbeitet wurde, hat sich die Zahl der bekanntgewordenen Färbungs-(einschließlich Scheckungs-)Mutationen auf 9 (10?) erhöht, über deren Genetik hier berichtet sei. Für Unterstützung der vorliegenden Arbeit durch Überlassung lebender Mutanten und von Notizen über deren Auftreten danken die Verfasser Erna Mohr, Hans Reichstein und Georg Stein. Gleichzeitig sprechen sie die Bitte aus, alle hier nicht erwähnten Färbungs-(und andere)Mutationen den Verfassern zur genetischen Analyse zugänglich zu machen und jedes Neuauftreten von Mutationen — auch bei anderen Kleinsäugern — bekannt zu geben. Besonders ergiebig an Mutanten sind nach unserer Erfahrung Inzuchtpopulationen auf kleinen Inseln, in Getreidediemen und Scheunen. In der freien Landschaft treten sie besonders während der Feldmausplagen in Erscheinung.

I. Albino-Serie

a. albino (c), rezessiv

Beschreibung:

Haarkleid dünn und seidig weiß. Augen hellrot, Haut, besonders an Schwanz, Ohren und Beinen, rötlich durchscheinend (Abb. 6 e). Albinos sind ruhiger im Wesen als normal Pigmentierte, weniger bissig und zutraulicher. Sie neigen mehr als Normaltiere der gleichen Population zu Fettansatz, hohem Geburtsgewicht und schnellem Wachstum und sind gegen Krankheiten wie Lungen-Virose empfänglicher.

Vorkommen:

Albinos sind wiederholt in Deutschland zur Beobachtung gekommen, jedoch ist ihre Verbreitung nicht gleichmäßig. Stein hat unter etwa 10 000 Feldmäusen aus dem östlichen Brandenburg keine Albinos gefunden, Zimmermann erhielt aus der Berliner Gegend einmal ein lebendes Albino-Tier; dagegen hat Frank allein im Weser-Ems-Raum Albinos aus 9 getrennten Populationen erhalten. In den Oldenburger Feldmausplage-Gebieten sind Albinos in Jahren geringer Siedlungsdichte bisher nicht aufgetreten, aber in Zeiten wachsender und höchster Dichte nahezu regelmäßig. So sieht die Landbevölkerung des Gebietes Wesermarsch im Auftreten von Albinos ein sicheres Anzeichen für bevorstehenden Zusammenbruch einer Feldmausplage. Dies Homozygotwerden einer rezessiven Mutation zeigt anschaulich, in welchem Maße steigende Siedlungsdichte mit vermehrter Inzucht verbunden ist. Daß es sich nicht etwa um wiederholtes Neuauftreten des Mutationsschrittes von C zu c handelt, konnte Frank durch folgende Befunde klarstellen: bei 3 aufeinanderfolgenden Populationsgipfeln (1949, 1952, 1955) erhielt er aus 2 verschiedenen Populationen Albinos, die jedesmal an den gleichen, ziemlich eng begrenzten Örtlichkeiten auftraten. Damit ist gezeigt, daß der albino-Faktor in heterozygotem Zustand auch bei geringer Siedlungsdichte erhalten bleibt, also anscheinend keinerlei Minus-Selektionswert hat. Außerdem wurde mit Hilfe dieses „Markierungsgenes" die Ortstreue von Feldmauspopulationen erneut demonstriert.

b. chinchilla (c^{ch}) und (?) intense chinchilla (c^{i}) rezessiv gegen Vollpigmentierung (C), dominant über albino (c)

Beschreibung:

Augen dunkel pigmentiert wie bei Wildfarbigen, im Gegensatz zum Hausmaus-Chinchilla (Feldman 1935) auch im Jugendalter nicht aufgehellt. Haarkleid von normaler Beschaffenheit und Dichte. Wie das homologe Allel der albino-Serie bei der Hausmaus (Grüneberg 1952) reduzieren c^{ch} und c^{i} homozygot vor allem das Phaeomelanin (gelbe bis

rotbraune Pigmente), während das Eumelanin (braune bis schwarze Pigmente) weniger beeinflußt ist. Die Oberseitenfärbung von c^i c^i Tieren ist nur unerheblich heller als von C/C— bzw. C/c^{ch} Tieren; während die Normalfärbung (CC) im Ganzen graubraun wirkt (Abb. 4 a) (bei Feldmäusen westdeutscher Herkunft überwiegt die braune, bei solchen aus Ostdeutschland die graue Komponente), sind c^i/c^i Tiere grauer als Normalgefärbte der gleichen Population (Abb. 4 b u. d), immer fehlt auf der weißen bis grauweißen Unterseite jeder lehmgelbe (buff) Anflug. In den Frankschen Chinchilla-Zuchten sind 2 Färbungstypen zu unterscheiden, ein grauer (Abb. 4 b u. d), bei dem im wesentlichen nur das Phaeomelanin reduziert zu sein scheint, und ein hellerer sandfarbener (Abb. 4 c), dessen ausgesprochene Beigefärbung auf Reduzierung von Eumelanin und geringere Beeinflussung des Phaeomelanins hindeutet. Der graue Typ (Abb. 4b u. d) entspricht vielleicht dem Allel „intense chinchilla“ (c^i) der Hausmaus. Die Oberseitenfärbung von c^i/c^i Tieren gleicht im Altershaarkleid (Abb. 4 d) — das Jugendhaar (Abb. 4 b) ist stets dunkler — etwa den Farben Light Drab bis Hairbrown, XLVI (alle Farbangaben nach Ridgway 1912), die von c^{ch}/c^{ch} Tieren (Abb. 4 c) etwa Hairbrown bis Mouse Gray, LI. Wiederum ganz den Verhältnissen bei der Hausmaus entspricht bei der Feldmaus die gegenseitige Beeinflussung der Allele innerhalb der albino-Serie: Während Vollpigmentierung (C) vollkommene Dominanz über alle anderen Allele zeigt, ist die Dominanz von c^i und c^{ch} über c unvollkommen. Oberseitenfärbung der Compounds c^i/c ist hellsilbergrau, etwa Drab Gray bis Light Drab, XLVI, die Augen bleiben dunkel pigmentiert (Abb. 4 f). Die c^{ch}/c-Compounds zeigen deutliche Beige-Beitönung (Abb. 4 e).

c^i/c^i und c^{ch}/c^{ch} Tiere zeigen keine Herabsetzung des Temperamentes und keine Disposition zur Fettsucht wie Albinos, die Geburtsgewichte liegen im Schnitt etwas niedriger als bei Normaltieren und insbesondere bei Albinos und das Körperwachstum scheint etwas verlangsamt. Bis auf vermehrte Anfälligkeit gegen Lungenvirose ist aber sonst keine Vitalitätsminderung der chinchilla-Tiere zu bemerken, in F_2 und Rückkreuzung mit c^{ch}/c^{ch} traten sie etwa in den erwarteten Zahlen auf:

F_2	Total 71	davon	$C/C + C/c^{ch}$	56;	c^{ch}/c^{ch} 15
Rückkreuzung	„ 207	„	C/c^{ch}	107:	„ „ 100

$c\ c^{ch}$ und c/c^i Tiere verhalten sich in Temperament und Fettansatz intermediär zwischen chinchilla und albino.

Vorkommen:

Unter etwa 10 000 brandenburgischen Feldmäusen fing G. Stein einmal 1 chinchilla-Tier. Frank grub in der Hunte-Marsch ein für chinchilla heterozygotes ♀ mit Jungen aus, die Stammtiere seiner chinchilla-Zucht. Von den 4 erbeuteten Jungtieren war eines c^{ch}/c^{ch}, ein weiteres C/c^{ch} und die beiden restlichen C/C.

II. Agouti-Serie

a. Normal-Färbung (A^W)

Es sei darauf hingewiesen, daß bei der Feldmaus als normale Wildfärbung nur grau mit hellem Bauch (A^W) vorkommt, während bei der Hausmaus (in Mitteleuropa) 2 Allele der Agouti-Serie als „Wildfärbungen" vorhanden sind: grau mit hellem Bauch (A^W) und einfarbig grau (A). Daß auf der Oberseite des „normalen" Haarkleides der Feldmaus geographische Unterschiede in der Quantität des Phaeomelanins da sind, wurde bereits erwähnt. Eine gleiche Tendenz zeigt die Variabilität der Unterseitenfärbung: Häufigkeit und Intensität des lehmgelben Anfluges nimmt von Westen nach Osten und Südosten ab (Zimmermann 1935). Die dunkelste Unterseitenfärbung, ein leuchtendes Goldbraun, hat die große Feldmaus der Orkney-Inseln (*M. arv. orcadensis* Millais).

Von weiteren Allelen der Agouti-Serie wurde bisher nur eins gefunden:

b. schwarz (a), rezessiv

Die Angaben H. Reichsteins (1957) über Wesen und Erbgang der von ihm entdeckten Mutation wurden durch Frank an ihm überlassenen Tieren und deren Nachzucht bestätigt.

Beschreibung:

Haarkleid einfarbig schwarz, unterseits glanzlos. Schon neugeborene a/aTiere sind an der blaugrauen (nicht rosa) Hautfarbe kenntlich. Im Temperament zeigen a/a Tiere herabgesetzte Reaktionsfähigkeit, sie sind ruhiger als wildfarbene und haben nicht deren Bissigkeit. In den Reichsteinschen wie in den Frankschen Zuchten ergab sich eine deutliche Vitalitätsminderung der a/a Tiere. Beide geben Daten für vermindertes Geburtsgewicht, erhöhte Säuglingssterblichkeit und verlangsamtes Wachstum, was nach Frank bis zu einem gewissen Grade auch schon für die Heterozygoten gilt. Geburtsgewichte nach Frank: a/a: n = 38, 1,0 bis 2,0 g, m = 1,55 g. A/a: n = 82, 1,3—2,2 g, m = 1,84 g. A/A: n = 7188, 1,2—2,8 g, m = 1,92 g.

Vorkommen:

Die Mutation a trat in einem Reichsteinschen Zuchtstamm auf, dessen Ausgangstiere in der Umgegend von Teterow/Mecklenburg gefangen wurden. Wenigstens einer dieser Wildfänge war heterozygot für a.

III. Rotäugig hell, pink-eyed dilution (p), rezessiv

Beschreibung:

Augen tief rubinrot. Haarkleid dünn und seidig. Oberseitenfärbung durch Ausfall bzw. extreme Verdünnung des Eumelanins sowie Reduktion der braunen Phaemomelanine zu isabellfarben aufgehellt, etwa Avellaneous XL bis Light Pinkish Cinnamon XXIX (Abb. 6 b). Bauchfärbung weißlich mit mehr oder weniger Anflug der Rückenfärbung. Bisher keinerlei negative Einwirkung auf die Gesamtkonstitution zu bemerken, im Gegenteil, die neugeborenen p/pTiere sind besonders kräftig und schnellwüchsig, ohne Neigung zu Fettansatz. Keine Temperamentsabschwächung, p/pTiere sind bissig und dominieren infolge ihres schnellen Wachstums über Normalfarbene. Besonders p/p ♂♂ fallen durch Aggressivität auf; bei rudelweiser Haltung werden nach und nach die schwächeren Tiere umgebracht.

Wiederum in Homologie zur Hausmaus wird die Manifestierung von p durch Anwesenheit des albino-Faktors c beeinflußt: bei Tieren von der genetischen Konstitution p/p + C/c ist die Oberseitenfärbung weiter aufgehellt, etwa zu Vinaceous Buff XL bis Light Pinkish Cinnamon XXIX (Abb. 6 c).

Vorkommen:

G. Stein grub bei Fürstenwalde/Spree ein normalgefärbtes ♀ mit einem Wurf von 7 Jungen aus, von denen 2 homozygot für p waren. In etwa 10 km Entfernung von diesem Fundort erbeutete Stein 2 weitere erwachsene p/pTiere. In der auf den Grasflächen des Tierparks Hellabrunn/München freilebenden Feldmaus-Population waren „gelbe" Tiere nach Mitteilung von H. Heck vor dem letzten Kriege nicht selten. Zimmermann fing 1944, nicht weit von Hellabrunn (bei Fürstenried) ein p/pTier; so ist anzunehmen, daß auch in Hellabrunn diese Mutante vorlag. Als Parallel-Fall „pink-eyed dilution in isolierter Zoo-Population" sei erwähnt, daß im Berliner Zoologischen Garten die homologe Mutation durch Jahre hindurch bei der Brandmaus (Apodemus a. agrarius) auftrat. In Nordwestdeutschland hat Frank diese Mutante trotz seines großen Freiland- und Zuchtmaterials noch nicht nachweisen können.

IV. Elfenbein, ivory (i), rezessiv

Unter den bisher bekannten Färbungs-Mutationen der Feldmaus ist diese die einzige, zu der unseres Wissens kein Homologon bei der Hausmaus bekannt ist. Dagegen wurde durch R. R. Huestis (1938) für *Peromyscus maniculatus* eine Mutation beschrieben, der die vorliegende in Manifestierung und Erbgang so weitgehend entspricht, daß sie mit gleichem Namen und Symbol bezeichnet sei.

Beschreibung:

Haarkleid ähnlich dem der Albinos, aber das Weiß mit einem lachsrosafarbenen Überflug, etwa Tilleul-Buff XL bis Ivory Yellow XXX. Das Eumelanin ist ganz verschwunden, das Phaeomelanin sehr stark reduziert. Auch im Augen-Hintergrund sind Pigment-Reste erhalten, die Augenfarbe ist rubinrot, dunkler als bei c/cTieren (Abb. 6 d).

Anwesenheit der albino- oder pink-eyed dilution-Faktoren beeinflußt die Manifestierung von i nicht. Bei Kreuzung von c/c × i/i ergab die F_1, nur wildfarbige Tiere, die F_2 (n = 198) 102 Wildfarbige, 48 Albinos und 48 Elfenbein. i/iTiere sind im Temperament normal, keine Neigung zur Fettsucht. Gegenüber Normalfarbenen ist anscheinend die Körpergröße etwas geringer und das Wachstum verlangsamt, die Anfälligkeit gegen Lungenvirose erhöht.

Vorkommen:

1952, in einem Jahr hoher Siedlungsdichte, erhielt Frank neben etwa 20 Albions 5 lebende „Elfenbein"-Tiere: 1 ♂ ad. aus dem Gebiet ostwärts Bremen (Burgfeld), 1 ♂ ad. aus Bookholzberg (am südlichen Rande der Wesermarsch) und 3 ♀ juv. aus Ovelgönne (nördliche Wesermarsch), von denen das Zuchtmaterial abstammt. — Außerhalb Nordwestdeutschlands ist diese neue Mutation bisher nicht beobachtet worden.

V. Silber (si), rezessiv

Die Benennung wurde in der Annahme gewählt, daß es sich um die homologe Mutation zum „silver" der Hausmaus handelt. Dies kann aber mit Sicherheit erst entschieden werden, wenn mehr Zuchtmaterial vorliegt.

Beschreibung:

Haarkleid im Alter auffallend lang, dicht und wollig, beim Haarwechsel scharfe Absätze bildend. Oberseitenfärbung: beim Nestling schmutzig grau (mit unterschiedlicher Lehmbeitönung) in verschiedenen Helligkeitsgraden, in den ersten 10 Tagen manchmal nur schwer von normal-

farbigen Geschwistern unterscheidbar. Im Jugendkleid meist reingrau und heller als gleichaltrige Chinchillas. Im Alterskleid wieder schmutzig grau mit starker lehmbräunlicher Beitönung. In den Haarwechselstadien ergeben sich durch das Nebeneinander von Reingrau und Lehmgrau mosaikartige Färbungen, manchmal sind die Oberlippen und die Nasenspitze hell abgesetzt, manchmal zeigen sich hellgraue Ringe um die Augen, auch auf dem Rücken sind reingraue und lehmgraue Partien nebeneinander zu finden, auch beim Alttier, das durchweg eine uneinheitliche Oberseitenfärbung zeigt. Unterseite im Jugendkleid grauweiß, im Alter grau ohne auffallenden Lehmanflug. Augen schwarz und größer erscheinend als bei Normaltieren und andern Mutanten.

Sonstige Eigenschaften: Sehr zum Fettwerden neigend und dementsprechend von ruhigem Temperament und wenig bissig. Körperwachstum aber soweit bisher erkennbar verlangsamt. Die F_2 ergab bisher ein Verhältnis von 91 Normalfarbigen zu 34 Silber-Tieren (Rückkreuzung mit si/si 21:22). Kreuzung mit Albino (c/c) und Chinchilla (c^{ch}/c^{ch}) ergab in beiden Fällen nur normalgefärbte Nachzucht.

Vorkommen:

Frank erhielt am 27. 12. 1956 ein ausgewachsenes Männchen, das von Herrn Lehrer Troschel, dem für seine Aufmerksamkeit Dank gebührt, in einer Feldscheune bei Bissel (südoldenburgische Geest) gefangen worden war und von dem das bisherige Zuchtmaterial abstammt.

VI. Farbmosaike

Nachdem im gleichen Gebiet schon einige Male ähnliche Tiere beobachtet worden waren, erbeutete Frank beim Ausfangen von Getreidediemen im Gartherfeld (südoldenburgische Geest) am 16. 4. 1957 ein junges lebendes Weibchen, das bei sonstiger Normalfärbung einen nach allen Seiten scharf abgegrenzten reingrauen Oberrücken sowie einen ebenso gefärbten Stirnfleck besitzt. Diese erwiesen sich auch in mehreren Haarwechseln als beständig und nahmen in deren Verlauf an Helligkeit und Reinheit zu. Obwohl die genetische Analyse noch aussteht, darf angenommen werden, daß es sich um eine erbliche Mosaikfärbung handelt. Bemerkenswert ist, daß das Tier aus einer Inzuchtpopulation mit hoher Manifestierung von rezessiver Scheckung stammt. Auch bei der Hausmaus treten Mosaikfärbungen nach Grüneberg (1952) vorwiegend bei Anwesenheit der s-Mutante auf.

Eine weitere Mosaikfärbung trat einige Male in Franks Dihybriden-Stamm von rezessiver (s) und dominanter Scheckung (W) auf. Die Tiere zeigten im reinweißen Haarkleid einen großen vollpigmentierten und scharf

abgegrenzten Fleck auf dem Hinterrücken (Abb. 9 g). Da diese Linie schlecht züchtete (die Weibchen fraßen ihre Jungen nach der Geburt auf), war eine genetische Analyse leider nicht möglich. Auch in diesem Falle stammte das Ursprungsmaterial aus den Gartherfelder Getreidediemen.

VII. Rezessive Scheckung (s)

Beschreibung:

Weiße, vollkommen pigmentfreie Abzeichen im sonst normalgefärbten Haarkleid. Keine Aufhellung des gesamten Haarkleides wie bei der dominanten Scheckung. Die Expressivität des Merkmals ist sehr variabel (Abb. 7 a—g). Bei schwacher Ausprägung können die Abzeichen in den Umrissen verwaschen sein, und innerhalb der weißen Areale können vollpigmentierte Haare erhalten bleiben. Inzucht steigert die Manifestierung kontinuierlich: bei deutlicher Abgrenzung gegen die pigmentierten Areale werden die Abzeichen größer. Die Reihenfolge in der Ausbreitung der Scheckung ist etwa folgende: Erstes Auftreten am Kinn in den Abstufungen weißer Tupf — Strich — Dreieck; es folgen auf dem Scheitel weißer Punkt, Stern, Fleck. Bei weiterer Zunahme kann sich der Kopffleck mit der Backen- und Nackenscheckung vereinigen. Letztere steigert sich vom Tupf über Fleck zum Querband. Werden weiterhin auch Halsseiten und Kehle erfaßt, entsteht ein geschlossenes weißes Halsband von unterschiedlicher Breite. Bei weiterer Reduzierung der Kopf-Pigmentierung erhalten sich am längsten Pigmentreste an den Ohren und ihrer Umgebung sowie in Nasen- und Augennähe (Abb. 3). Der ganze Vorderkörper kann bis auf diese Partien weiß sein, zuweilen auch eins der beiden Ohren. Unsymmetrische Ausprägung ist überhaupt häufig. Körpermitte und Hinterkörper werden von dieser Scheckung nie erfaßt mit Ausnahme von Schwanzende und Zehenspitzen. Aber auch bei starker Ausprägung ist Depigmentierung der Zehenspitzen selten und mit wenigen Ausnahmen auf die Vorderfüße beschränkt. Auch auf der Bauchseite greift die Scheckung nie auf Mittel- und Hinterkörper über. Augenpigmente, auch bei extremer Ausprägung, nicht verändert.

Gegenüber der rezessiven Scheckung bei der Hausmaus (z. B. häufigste Anfangsstadien: Schwanzspitze, Zehen, Bauchmitte) (Grüneberg 1952) bestehen somit grundsätzliche Unterschiede in den Zentren und im Verlauf der Depigmentierung. Während Kinnfleck als Anfangsstadium rezessiver Scheckung bei der Hausmaus zu fehlen scheint, hat dieser Scheckungstyp bei Microtinen weite Verbreitung. Zimmermann fand ihn häufig bei *Microtus oeconomus, Clethrionomys glareolus, rutilus* und *rufocanus*. Selektion in Zuchtstämmen von *M. oeconomus, Cl. glareolus und Cl. rutilus* auf „Kinnfleck" ergab bisher bei schwankender Manifestierung nur

Verlängerung der Flecken zu median verlaufenden Streifen, aber nie (mit Ausnahme der Schwanzspitzen bei *M. oeconomus)* ein Übergreifen der Scheckung auf andere Vorderkörperteile, wie es die Feldmaus so ausgeprägt zeigt.

Die Kombinationseffekte rezessive und dominante Scheckung werden im nächsten Abschnitt dargelegt. Keinerlei Nebenwirkungen des s-Faktors wurden beobachtet.

Vorkommen:

Wahrscheinlich ist rezessive Scheckung in allen freilebenden Feldmaus-Populationen vorhanden, wenn es auch nur selten zu stärkerer Manifestierung kommt. Stein fand bei Fürstenwalde viermal Tiere mit weißen Flecken an Vorderkopf oder Vorderrücken. Frank fand homozygote (s/s) Schecken zu 5—10 Prozent nur in stark isolierten Inzuchtpopulationen (z. B. in Getreidediemen), in normalen Populationen nur zu Bruchteilen eines Prozentes. Dagegen konnte er in der Nachzucht aller aus zahlreichen Populationen Deutschlands, Österreichs und der Niederlande erhaltenen Wildfänge bei längerer Inzucht ohne Ausnahme rezessive Scheckung nachweisen, nicht nur bei Normaltieren, sondern auch bei andern Farbmutanten.

VIII. Dominante Scheckung (W).

Dominant, homozygot letal (makrozytische Anämie)

Beschreibung:

Augen auch bei extremer Ausprägung der Scheckung immer voll pigmentiert. Haarkleid der Homozygoten: dünn und seidig, wie bei Albinos reinweiß und pigmentfrei. Nur am Scrotum leichte Hauptpigmentierung („schwarzäugiger Albino“!) (Abb. 2). Bei den Heterozygoten schwankt die Manifestierung in hohem Maße (Abb. 8 a—g), Anscheinend sind ebenso wie bei dem homologen Gen-Komplex der Hausmaus außer dem Hauptgen noch Nebengene beteiligt. Von rezessiven Schecken unterscheiden sich W/wTiere durch die Beschaffenheit der pigmentierten Areale, die durch Beimischung unpigmentierter Haare mehr oder weniger stark meliert erscheinen. Die Grenzlinien zwischen pigmentierten und pigmentfreien Arealen sind diffus. Die Variationsbreite umfaßt normalfarbige Areale mit nur wenigen eingesprengten weißen Haaren bis zu hellmeliert silbergrauen. Die Körperregionen werden in folgender Reihenfolge von der Aufhellung erfaßt: Flanken, Rückenseiten, Rückenmitte, Hinterrücken, Nasenpartie, Ohrmuscheln. Im Gegensatz zur rezessiven Scheckung ist auch der Schwanz immer gescheckt, ja nach Zunahme der Körperscheckung von weißer

Schwanzspitze bis zu ganz weißem Schwanz mit wenigen pigmentierten Haaren an der Schwanzwurzel. Ebenso sind die Zehenspitzen immer weiß, und zwar ebenfalls in Korrelation zur sonstigen Manifestierung bis zur Ausdehnung auf den ganzen Fuß und schließlich das ganze (besonders Vorder-) Bein. Im übrigen sind die rein weißen Areale ebenso lokalisiert wie bei rezessiver Scheckung, also am Vorderkörper.

Wie bei der Hausmaus verhindert der W-Faktor in homozygotem Zustand die normale Ausbildung der roten Blutkörperchen (makrozytische Anämie). W/WTiere sterben gleich nach der Geburt, sowie die Nabelschnur gerissen ist. Die Neugeborenen sind an ihrem wachsbleichen, leichenähnlichen Aussehen kenntlich, immer sind sie kleinwüchsig (Abb. 5). In Franks Zuchten bleiben — offensichtlich bei einer bestimmten Faktoren-Kombination — etwa 2% der Homozygoten am Leben. Ausnahmslos ist die Vitalität stark herabgesetzt, die meisten sterben schon im Säuglingsalter. Nur einzelne ♂♂ wurden selbständig, erreichten aber trotz sorgfältiger Pflege im Höchstfalle nur ein Alter von 8 Monaten. Infolge ihrer verminderten Konstitution waren sie stets subdominant, paarten sich aber trotzdem. In keinem Falle führte die Kopula jedoch zur Trächtigkeit, so daß Sterilität der W/W ♂♂ anzunehmen ist. Auffallend ist neben Wachstums-Verlangsamung und -Verringerung sowie Friedfertigkeit die Zahmheit der W/WTiere, besonders auch deren Neigung, dem Pfleger auf die Hand zu kommen; wahrscheinlich ein Zeichen für ein durch die Anämie bedingtes erhöhtes Wärmebedürfnis.

W/w-Tiere neigen zum Fettwerden, besonders in Kombination mit rezessiver Scheckung. Zusammentreffen beider Scheckungen führt zur Erhöhung der Geburtsgewichte; schon im heterozygoten Zustand erhöht der W-Faktor die Anfälligkeit gegen Krankheiten, besonders gegen Lungenvirose. Auch traten gehäuft tödlich verlaufende Störungen in der Zusammensetzung der Darm-Symbionten auf, z. B. Schwund der Colibakterien, Überhandnehmen von Trichonomaden, Spirochäten u. a.

Kombination dominanter mit rezessiver Scheckung:

Die Dihybriden zeigen in der Manifestierung die gesamte Variationsbreite möglicher Scheckungstypen bis zu Extremen, die — abgesehen von W-Homozygoten — bei alleiniger rezessiver oder alleiniger dominanter Scheckung auch durch starke Selektion nicht realisierbar sind. Ein Vergleich der Abb. 8 (Ww-Reihe) und 9 (Ww u. ss-Reihe) zeigt deutlich den starken Pigmentschwund, den die Einkreuzung von rezessiver Scheckung in die dominante Scheckung bewirkt. Noch eindrucksvoller wird das gleiche durch die in der folgenden Tabelle gebrachten Zahlen demonstriert.

Phänotypen-Verteilung in Franks Scheckenzucht

+ = normal, ohne jede Scheckung
ss = rezessiv gescheckt, ohne Auflichtung der pigm. Partien
du-mel = pigm. Partien dunkelmeliert (weniger weiße als dunkle Haare)
mi-mel = pigm. Partien mittelmeliert (gleichviel weiße u. dunkle Haare)
he-mel = pigm. Partien hellmeliert (weniger dunkle als weiße Haare)
we-mel = weißmeliert (nur wenige oder keine pigmentierten Haare)
WW = Homozygote ohne Haarpigment mit makrozytischer Anämie

	n	+	ss	du-mel	mi-mel	h-mel	we-mel	WW [1]
Ww × ww	221	90	—	105	26	—	—	—
Ww × Ww	394	102	—	174	61	16	—	41
Ww × ss	256	46	88	11	31	38	47	—
Wwss × Wwss	412	—	122	28	31	73	116	42

[1]) Die Zahl der Homozygoten umfaßt lediglich die wirklich ermittelten, eine große Zahl verschwand gleich nach der Geburt vor der ersten Kontrolle, wie auch gelegentliche Uterusnarben-Zählungen bestätigten.

Die beiden zur Zeit vorhandenen W/w u. s/s-Zuchtstämme verhalten sich mit Bezug auf die Plusvarianten verschieden: Im Oldenburger Stamm (Ausgangs-♂ aus Gartherfeld/Old.) sind sie in der Jugend bis auf die schwarzen Augen und geringe Pigmentreste an Ohrmuschel, Hinterrücken und Schwanzwurzel rein weiß. Im Alter können auch die letzten Pigmentreste des Haarkleides verschwinden. Im Berliner Stamm (Ausgangs-♂ aus Eutin/Holstein) sind schon vom ersten Haarkleid an schwarzäugig-weiße Kombinationstypen vorhanden. Solche Tiere sind phänotypisch nicht von W/W-Tieren zu unterscheiden, sind aber im Gegensatz zu diesen relativ vital und voll fertil. Selektion auf 100prozentige Manifestierung der extremen Aufhellungen verlief in beiden Zuchten negativ.

Vorkommen:

Nur zweimal kam die dominante Scheckung in Wildpopulationen zur Beobachtung, beide Male war in den Wildpopulationen auch die rezessive Scheckung homozygot vertreten. Am 3. 5. 1954 fing Frank im Gartherfeld/Oldenburg einen W/w-Nestling aus einer Getreidediemen-Population, in der auch rezessive Scheckung stark manifestiert war. Das Tier, ein ♂, wurde einer Amme unterlegt, die unglücklicherweise an Lungenvirose er-

krankt war und mit ihren eigenen Jungen einging. Auch der inzwischen dem Säuglingsalter entwachsene Adoptivsohn erkrankte schwer, konnte aber durch eine einwöchige Therapie mit Novocain-Penicillin-Spritzen gerettet werden (Abb. 1, 8 g, 9 a). Das zweite Tier, ein ♂ von der Konstitution W/w u. s/s, wurde 1955 von einem Schüler unter Getreidehocken bei Eutin/Holstein gefangen und Herrn Lehrer Krabbenhöft übergeben. Es war damals schon bis auf Augen, Rückenstreifen und Ohrmuschelränder weiß; heute nach 2 Jahren ist es „reinweiß" und noch voll fertil (entspricht der Abb. 9 f). Herr Krabbenhöft sei für Überlassung des Tieres, das durch Vermittlung von E. Mohr nach Berlin kam, auch an dieser Stelle bedankt.

IX. Sonstige Mutationen

Wie in den Anfangszeiten der Hausmaus-Genetik liegen bislang überwiegend Färbungsmutationen vor, weil solche am leichtesten zur Beobachtung kommen. Es spricht aber Vieles dafür, daß bei der Feldmaus auch alle anderen Mutationen ebenso zu finden sind wie bei jedem besser untersuchten Nager: Wasserkopf (Hydrocephalus) fand Stein in einer brandenburgischen Population (1957), ebenso Reichstein (mündliche Mitteilung), Zimmermann fand in einer Berliner Population mehrere Tiere mit Knick in der Schädel-Längsachse („twisted nose" der Hausmaus?). Frank analysiert zur Zeit den Erbgang einer von ihm gefundenen Mutation der Stimm-Lage. Unabhängig voneinander fanden ferner Frank, Reichstein und Zimmermann Feldmaus-Stämme, die sich durch gesteigerte Nervosität von normalen unterschieden. Auch erbliche Bewegungs-Anomalien, wie sie bei der Hausmaus in mehreren Mutanten auftreten, scheinen nach unsern Beobachtungen bei der Feldmaus vorzukommen, bedürfen aber noch der genetischen Analyse. Bei Weibchen aus Inzuchtstämmen treten auch gehäufte Uterus-Vorfälle auf, die möglicherweise ebenfalls genetisch mitbestimmt sind. Schließlich erhielt Frank aus den schon erwähnten Gartherfelder Inzucht-Populationen (Getreidediemen) des öfteren Feldmäuse mit reingrauer Oberseitenmitte, die sich aber beim nächsten oder einem der folgenden Haarwechsel auf Normalfarbe umfärbte. Auch die hierbei vorliegende Pigmentbildungsstörung könnte möglicherweise auf mutativer Basis beruhen, zumal E. v. Lehmann (Referat auf der diesjährigen Berliner Jahresversammlung) offensichtlich dieselbe Erscheinung auch in einer rheinischen Rötelmaus-Population beobachtet hat.

Zusammenfassung

Die bisher bekanntgewordenen Färbungs- und Scheckungs-Mutationen der Feldmaus und ihre Genetik werden zusammengestellt:

Summary

The mutations of coat colour and spotting, hitherto known in *Microtus arvalis,* and their genetics are described:

1. Albino (c) — Abb. 6e
2. Chinchilla (c^{ch}) — Abb. 4c
— (?) intense chinchilla (c^{i}) — Abb. 4b + d
3. Schwarz, black (a)
4. Rotäugig hell, pink-eyed dilution (p) — Abb. 6b + c
5. Elfenbein, ivory (i) — Abb. 6d
6. Silber, silver (si)
7. Farbmosaike, colour mosaics
8. Rezessive Scheckung, piebald spotting (s) — Abb. 3, 7a-g
9. Dominante Scheckung, dominant spotting (W) — Abb. 1, 2, 5, 8, 9

Bis auf Elfenbein sind zu all diesen Mutationen die entsprechenden Homologen der Hausmaus bekannt; Elfenbein ist anscheinend einer für *Peromyscus* beschriebenen Mutation homolog.

With the exception of ivory, homologous mutations are known in *Mus musculus.* Ivory seems to be homologous to a mutation described in *Peromyscus.*

Literatur

Feldman, H. (1935): A fifth allelomorph in the albino series of the mouse. Journ. Mammalogy **16**, 207—210.

Grüneberg, H. (1952): The Genetics of the Mouse. Bibl. Genet. XV.

Huestis, R. R. (1938): Ivory, a feral mutation in *Peromyscus.* Journ. Hered. **29**.

Reichstein, H. (1957): „schwarz“ eine neue Mutation bei *Microtus arvalis* Pall. Z. f. Säugetierkde. **22**.

Ridgway, R. (1912): Color Standards and Color Nomenclature, Washington.

Sumner, F. B. (1932): Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice *(Peromyscus).* Bibl. Genet. IX.

Stein, G. (1957): Hydrocephalus bei der Feldmaus, *Microtus arvalis.* Säugetierkdl-Mitt. **5**, 75.

Zimmermann, K. (1935): Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmäuse. Arch. Nat. Gesch. N.F. **4**, 258—273.

— (1941): Some results of genetical analysis in populations of wild rodents. Proc. VII Internat. Genet. Congr. (Abstr.).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII

Farbmutanten der Feldmaus *(Microtus arvalis)*

Photos F. Frank

Abb. 1: Dominante Scheckung (W). Heterozygotes Männchen, Ursprungstier der Oldenburger Zucht, gefangen am 3. 5. 1954 aus einer Getreidedieme im Gartherfeld (südoldenburgische Geest).

Abb. 2: Dominante Scheckung (W). Homozygotes Männchen, rein weiß mit dunklen Augen.

Abb. 3: Rezessive Scheckung (s). Homozygotes Männchen mit nahezu maximaler Merkmalsmanifestierung.

Abb. 4: Chinchilla (c^{ch} und c^{i}).
a) Normalfärbung (A^W), b) c^i/c^i Jungtier, c) c^{ch}/c^{ch}
d) c^i/c^i Alttier, e) und f) Albino-Chinchilla-Compounds:
e) c/c^{ch}, f) c/c^i Jungtier.

Abb. 5: Dominante Scheckung (W). Nestlinge, Mitte heterozygot, links und rechts homozygot.

Abb. 6: a) Normalfärbung (A^W)
b) Rotäugig hell (p), homozygot
c) dasselbe bei Anwesenheit des Albino-Faktors (p/p + C/c)
d) Elfenbein (i), homozygot
e) Albino (c), homozygot.

Abb. 7: Rezessive Scheckung (s). Homozygote mit verschieden starker Merkmalsmanifestierung von a)–g).

Abb. 8: Dominante Scheckung (W), Heterozygote mit verschieden starker Merkmalsmanifestierung von a)–g). g) ist das in Abb. 1 dargestellte Ursprungstier im weiter aufgehellten Greisenkleid.

Abb. 9: a) Dominante Scheckung (W), dasselbe Tier wie in Abb. 8g. b)–f) Kombination von dominanter und rezessiver Scheckung (W + s) ergibt weitere Aufhellung bis zu pigmentfreiem Haarkleid (f).
g) Farbmosaik, s. Abschnitt VI.